DOI:10.11931/guihaia.gxzw202304027

毛竹种子形成过程中形态解剖学特征

贾冬冬[1,2] 李在留[2] 徐振国[1]

（1. 广西壮族自治区林业科学研究院　广西优良用材林资源培育重点实验室，

南宁 530002；2. 广西大学 林学院，南宁 530004）

摘要：揭示毛竹（*Phyllostachys edulis*）种子生长过程中胚、胚乳、果皮及种皮的发育规律，为完善毛竹生殖生物学相关内容以及了解竹类植物胚和胚乳的发育提供理论依据。以桂林海洋山一带的开花毛竹为材料，采集并固定不同时期开花毛竹种子，使用石蜡制片法制片，显微镜观察胚、胚乳、果皮与种皮结构变化。结果表明：（1）毛竹花后 1 d 完成受精形成合子，合子休眠时长约为 5 d。后经过原胚阶段、胚芽鞘阶段、幼胚生长阶段及成熟胚阶段，在花后 40 d 胚的发育基本成熟，其发育类型为禾本型。（2）胚乳发育早于胚的发育，其发育类型为核型胚乳，历经游离核、细胞化、细胞分化及成熟四个阶段。在细胞分化阶段胚乳细胞分化形成淀粉胚乳细胞以及糊粉层细胞，淀粉胚乳细胞主要积累淀粉粒，糊粉层细胞主要积累矿质元素、脂类及蛋白质等。（3）花后 1 d 果皮细胞及珠被细胞形状规则，内含物丰富，结构完整；花后 10~20 d，内、外果皮及珠被细胞层数递减，形状发生改变，中果皮细胞开始出现淀粉粒；花后 20~60 d，随着胚乳细胞营养物质的积累及体积的增大，向外产生机械压力，导致中果皮细胞逐步消解仅剩残留的细胞壁；外果皮细胞呈长条形，细胞壁加厚，与残留的中果皮细胞壁组成保护结构。毛竹胚乳发育早于胚的发育，胚的发育历经 5 个阶段，发育类型属于禾本型；胚乳发育历经四个阶段，发育类型属于核型胚乳。皮层在种子发育过程中主要起到合成、运输营养物质以及保护胚和胚乳发育的作用。

关键词：毛竹种子，胚，胚乳，果皮，种皮

中图分类号：Q944　　　　**文献标志码：A**　　　　**文章编号：**

Morphological and anatomical characteristics of *Phyllostachys edulis* seeds during formation process

JIA Dongdong[1,2]，LI Zailiu[2]，XU Zhenguo[1]

（1. *Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Trees Resource Cultivation, Guangxi Forestry Research Institute, Nanning, 530002，China*; 2. *College of Forestry, Guangxi University*, Nanning 530004, China)

Abstract: The developmental patterns of the embryo, endosperm, pericarp, and seed coat during the growth process of *Phyllostachys edulis* seeds were revealed in this study, providing theoretical basis for improving the understanding of reproductive biology in bamboo species and the development of embryo and endosperm in bamboo plants. Using flowering *Phyllostachys edulis* as the material, seeds at different stages were collected and fixed. Paraffin sectioning method was employed, and the structural changes of the embryo, endosperm, pericarp, and seed coat were observed under a microscope. The results showed that: (1) Fertilization and zygote formation in *Phyllostachys edulis* were completed within 1 day after flowering, and the zygote entered a dormant period lasting about 5 days. The embryo underwent the stages of proembryo, embryonic sheath, embryonic growth, and mature embryo, and reached basic maturity after 40 days post-flowering. The developmental type of the embryo was categorized as monocotyledonous. (2) The endosperm developed earlier than the embryo, and its development type was categorized as nuclear endosperm, which went through four stages: free nuclear, cellularization, cell differentiation, and maturation. In the stage of cell differentiation, starch endosperm cells and aleurone layer cells were formed. The starch endosperm cells mainly accumulated starch granules, while the aleurone layer cells mainly accumulated mineral elements, lipids, and proteins, etc. (3) One day after flowering, the cells of the pericarp and seed coat exhibited regular shape, rich in contents, and intact in structure. From 10 to 20 days after flowering, the number of layers of inner and outer pericarp and seed coat decreased, the shape changed, and starch granules began to appear in the middle pericarp cells. From 20 to 60 days after flowering, as the nutrient substances of endosperm cells accumulated and their volume increased, mechanical pressure was exerted outward, resulting in the gradual dissolution of middle pericarp cells, leaving only remnants of cell walls.

收稿日期：2023-07-13

基金项目：广西重点研发计划项目（桂科 AB18221052）。

第一作者：贾冬冬（1997），硕士。研究方向为竹类种质资源保育，（E-mail）164763241@qq.com。

***通信作者：**徐振国（1985），硕士，高级工程师。研究方向为竹子资源与培育学，（E-mail）xuopingqing@126.com。

The outer pericarp cells were elongated with thickened cell walls, forming a protective structure together with the remaining cell walls of the middle pericarp cells. The endosperm of *Phyllostachys edulis* developed earlier than the embryo, and the development of the embryo consisted of five stages, classified as monocotyledonous. The endosperm development went through four stages, classified as nuclear endosperm. The cortex played a crucial role in synthesizing and transporting nutrients, as well as protecting the development of the embryo and endosperm throughout the seed development process.
Key words: *Phyllostachys edulis* seeds, embryo, endosperm, peel, seed coat

禾本科植物果实类型多为颖果，其果皮不开裂且与种皮高度愈合，难以分离，故又称为种子（本文通称为种子）（伍虹雨等，2022）。种子是植物的生殖器官之一，一般由胚、胚乳及皮层构成。胚是种子萌发成苗的关键，而胚乳为胚的生长发育及萌发提供能源支持和营养物质，皮层则是种子的保护结构(金银根，2018)。禾本科植物种子具有极为发达的胚乳组织，前人研究认为胚乳组织占据种子总体积的 90%左右（林树燕等，2011），胚则占据 2%至 3%的体积（陈娟，2006）。目前，禾本科植物种子胚和胚乳发育已有相关研究报道，如扬州大学王忠团队对水稻（*Oryza sativa*）、小麦（*Triticum aestivum*）以及玉米（*Zea mays*）等传统农业作物在不同处理条件下胚和胚乳的发育展开研究，分析农作物胚和胚乳的发育对不同条件的响应机理（陈娟，2006； 郝朵，2021； 荆彦平，2014；李栋梁，2014；邵珊珊等，2018；王敏，2011；陈义芳，2003）；罗富成等（2016）、李造哲等（2016）、杨小菊等（2000）、孟庆沂（2020）使用石蜡切片方法对纳罗克非洲狗尾草（*Etaria sphacelata* cv. Narok.）、披碱草（*Elymus dahuricus*）、龙须草（*Eulaliopsis binata*）与偃麦草（*Elytrigia repens*）种子发育进行研究，为该植物生殖生物学研究奠定基础。由于竹类植物开花现象较为少见，种子材料较难采集，导致关于竹类植物胚和胚乳的发育研究较少，仅有林树燕等（2011）、伍虹雨等（2022）系统研究异叶苦竹（*Arundinaria simonii* f. *heterophyllus*）、金佛山方竹（*Chimonobambusa utilis* ）种子发育过程中胚和胚乳的发育；而黄新红（2008）、乔士义等（1984）仅对成熟期种子或是发育初期的种子进行胚或胚乳的研究，缺少整个发育过程中胚和胚乳的变化。

毛竹（*Phyllostachys edulis*）隶属于禾本科（*Poaceae*）刚竹属（*Phyllostachys*），为大型常绿散生竹，是经济价值较高的优质笋材两用竹种（Chen SL et al，2006）。同时，毛竹也是我国种植面积最广、研究最多的竹种，在生物量（苏文会等，2019；王树梅等，2021）、基因表达(李真等，2021；袁婷婷等，2021)、群落结构（李领寰，2015；王秀云，2022）以及种子表型（梁梅华等，2022；徐振国等，2020）等方面具有深入研究。并且，关于毛竹生殖生物学已有相关研究报道，乔士义等（1984）采集开花初期毛竹子房，通过切片方式观察毛竹受精过程以及初生胚乳核分裂，初步分析了毛竹种子开花初期胚和胚乳的发育形态，但未对毛竹种子整个发育过程中胚和胚乳的形态发育进行研究；孙立方（2012）对毛竹花器官形态结构、花序及花药发育、花粉形态及双受精作用展开深入研究，揭示了毛竹开花前后生殖器官的形态变化，但是未过多涉及毛竹种子发育过程中胚和胚乳的研究。综上，禾本科植物生殖生物学研究多集中在水稻、小麦等传统农作物以及披碱草、偃麦草等材料易采集的植物，而竹类植物因开花少见、材料采集不易导致相关研究较少。近年来，桂林海洋山一带毛竹开花结实现象较为常见，为开花结实研究提供契机。本研究以桂林海洋山为研究区域，以开花毛竹为材料，采用石蜡制片法观察毛竹种子胚、胚乳及皮层的发育，拟探讨以下问题：（1）毛竹胚的发育特征和营养供给；（2）毛竹胚乳的发育特征和营养供给；（3）毛竹果皮、种皮发育特征。旨在完善毛竹生殖生物学相关内容以及进一步了解竹类植物胚和胚乳的发育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地点位于桂北地区灌阳县，地理位置为 110°45′32″ E，25°16′42″ N，海拔高度为 822 m。该地区属于中亚热带气候，夏热冬冷，四季分明，年均气温为 17.9 ℃，年均降水为 1 540.7 mm，年均日照时数为 1 400.2 小时。试验林地为毛竹天然林，土壤类型为红土，林下植物多为耐荫杂草和灌木，如五节芒（*Miscanthus floridulus*）、半边旗（*Pteris semipinnata*）、蕨（*Pteridium aquilinum* var. latiusculum）、四蕊朴（*Celtis tetrandra*）、茯苓（*Poria cocos*）等。

1.2 样品采集

2022 年 5 月，在开花前对样地内毛竹进行每木检尺，测定毛竹胸径、年龄、株高、枝下高以及郁闭度等林分因子。试验地毛竹为天然林，共有开花毛竹 52 株，均为多年生毛竹，无当年生及二年生毛竹，平均胸径为 8.3 cm。试验地毛竹于 2022 年 6 月 10 日进入开花期，6 月 20 日进入盛花期（开花面积超过总面积的二分之一）。于毛竹盛花期至种子成熟期间（2022 年 6 月 20 日至 8 月 20 日），挑选 3 株胸径接近、生长状况一致、无病虫害的毛竹，将其压弯后使用马克笔点颖和挂牌标记的方式记录开花时间。前 30 d 每日固定 100 粒自然授粉的子房，后 30 d 每间隔 10 d 固定 100 粒发育期种子。将采集到的样品使用双面刀片横切，后按部位分别置于盛有 FAA 固定液（70%酒精:冰乙酸:甲醛=18:1:1）的玻璃瓶中进行固定。

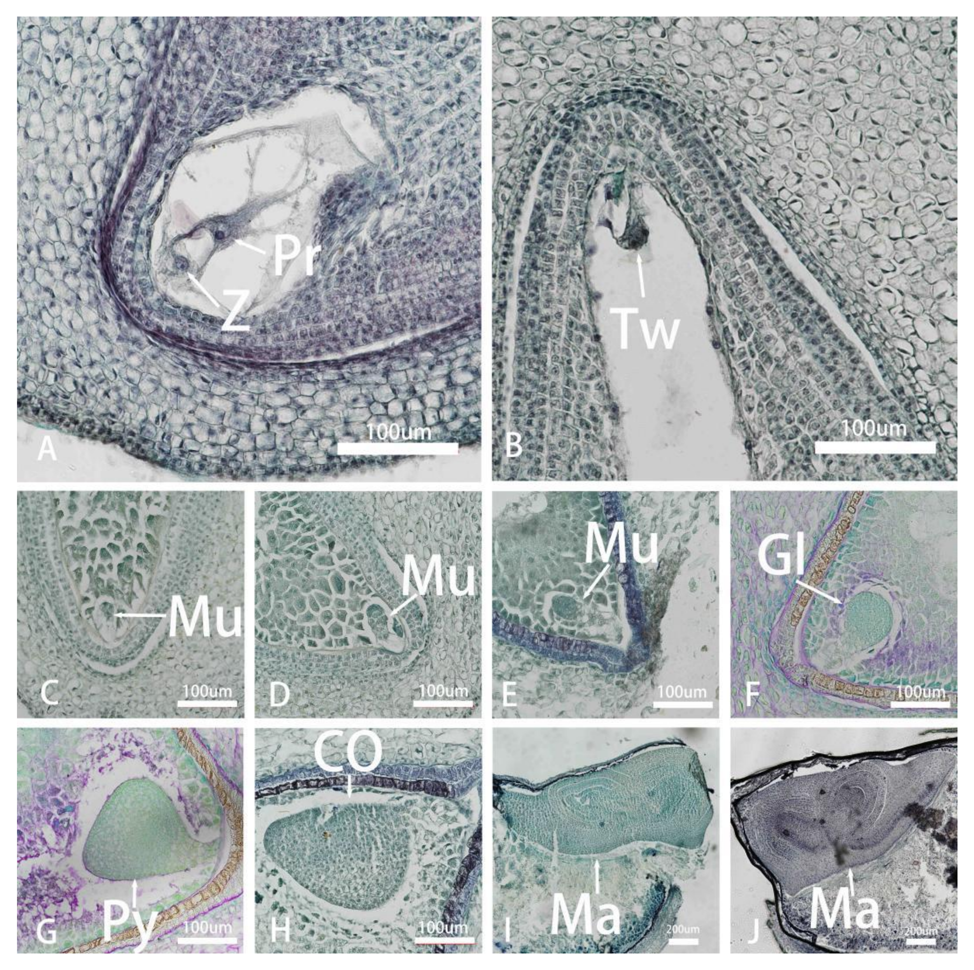
1.3 试验方法

将固定的种子经不同浓度酒精梯度脱水，经 1/2 酒精+1/2 二甲苯、100%二甲苯（两次）透明后，放入 1/2 二甲苯+1/2 石蜡的溶液中在 42 ℃烘箱中过夜，次日将其置于 60℃的石蜡溶液中浸蜡，间隔 3~4 小时更换一次石蜡溶液，共更换三次。后经包埋、制片及脱蜡复水，使用铁矾-苏木精染色后经不同浓度酒精脱水，使用固绿复染，后正常脱水透明、中性树胶封片。显微镜（Nikon Eclipse Ni-U）下观察拍照。

2 结果与分析

2.1 毛竹种子胚的发育

毛竹种子胚的发育与水稻、燕麦（*Avena sativa*）、金佛山方竹以及异叶苦竹等禾本科单子叶植物种子胚的发育过程较为相似，可大致分为五个阶段：合子阶段、原胚阶段、胚芽鞘阶段、幼胚生长阶段以及成熟阶段。毛竹种子在花后1 d进入合子阶段，精卵细胞结合形成受精卵，另一精细胞与极核结合生成初生胚乳核，在形成受精卵后合子陷入休眠期（见图I：A）。原胚阶段发生在花后5~28 d，在花后5 d左右合子进行第一次有丝分裂形成具有基细胞和顶细胞的两细胞原胚（见图I：B）。此后，顶细胞先纵裂后横向分裂形成三细胞原胚，后顶细胞向不同方向不断分裂形成多细胞原胚（图I：C，D，E）；在花后24 d左右多细胞原胚不断分裂分化形成的种胚呈圆形，又称球形原胚（图I：F），后种胚进一步纵向和横向分裂分化在花后28 d左右形成梨形原胚（见图I：G）。在花后30 d左右毛竹种胚进入胚芽鞘阶段，该时期种胚一侧分化出现凹陷，形成胚芽鞘原基（见图I：H）。在花后40 d左右毛竹种胚进入成熟阶段，该阶段毛竹种胚器官分化已基本完成，具备盾片、胚芽鞘、胚根鞘、外胚叶、胚根、胚轴等器官，并且分化形成五个完全叶原基（见图I：I）。胚的形态分化完成后，进一步积累营养物质，并进行生理上的充实，后经过脱水过程胚便进入休眠期（见图I：J）。由于未采集花后30~40 d之间的毛竹种子样品，未得到该时期种胚石蜡切片，但结合花后30 d与花后40 d切片可推测，该阶段为幼胚生长阶段，种胚由胚芽鞘阶段迅速分裂分化形成盾片、胚芽、胚根及胚轴等基本结构。在毛竹胚的发育过程中，胚柄细胞仅进行少数几次分裂，并随着胚的分化形成达到成熟后（花后40 d）胚柄细胞逐渐消失。



A. 合子（花后1 d）；**B.** 两细胞原胚（花后5~6 d）；**C-E.** 多细胞原胚（花后7~20 d）；**F.** 球形胚（花后24 d）；**G.** 梨形胚（花后28 d）；**H.** 胚芽鞘阶段（花后30 d）；**I.** 成熟胚（花后40d）；**J.** 成熟胚（花后60 d）；**Z.** 合子；**Pr.** 初生胚乳核；**Tw.** 两细胞原胚；**Mu.** 多细胞原胚；**Gl.** 球形胚；**Py.** 梨形胚；**CO.** 胚芽鞘；**Ma.** 成熟胚。

A. zygote（1 d after anthesis）; **B.** Two-cells proembryo（5-6 d after anthesis）; **C-E.** Multicellular proembryo（7-17 d after anthesis）; **F.** Globular embryo（20 d after anthesis）; **G.** Pyriform embryo（24 d after anthesis）; **H.** Coleoptile stage（30 d after anthesis）; **I.** Mature embryo（40 d after anthesis）**; J.** Mature embryo（60 d after anthesis）. **Z.** Zygote; **Pr.** Primary endosperm nucleus; **Tw.** Two-cells proembryo ; **Mu.** Multicellular proembryo ; **Gl.** Globular embryo ; **Py.** Pyriform embryo; **CO.** Coleoptile ; **Ma.** Mature embryo.

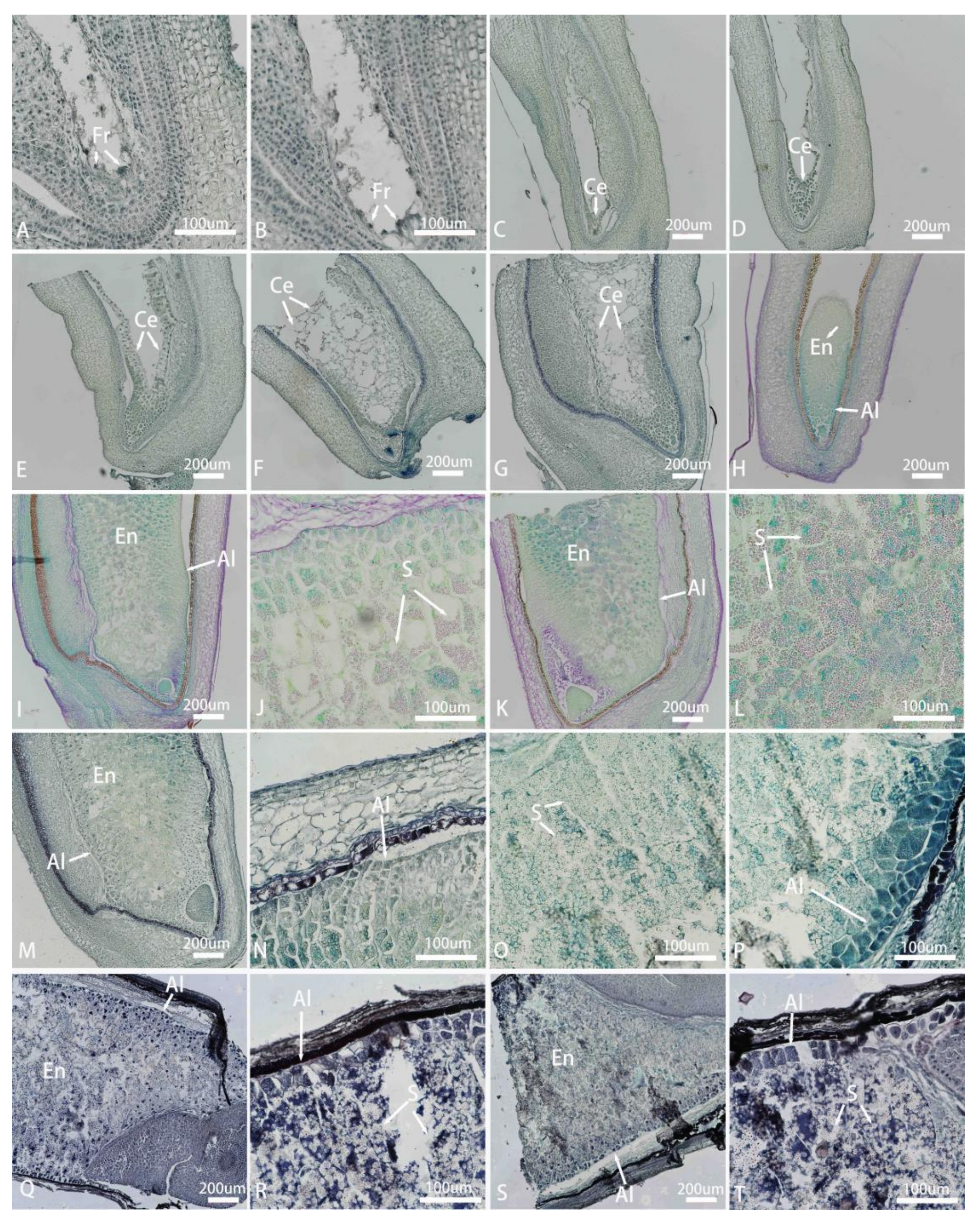
图版I　毛竹胚的发育过程

Plate I　The embryo development of *Phyllostachys edulis*

2.2 毛竹种子胚乳发育

毛竹种子胚乳发育类型与多数禾本科植物一致，为核型胚乳发育类型。按照禾本科植物胚乳发育过程，可将毛竹种子胚乳发育分为四个阶段：游离核时期、细胞化时期、细胞分化时期以及成熟期。花后1~5 d毛竹胚乳进入游离核时期，毛竹种子在双受精作用后产生初生胚乳核，初生胚乳核在该时期不断进行核分裂并且不产生细胞壁（见图Ⅱ：A，B）。由于游离核不间断分裂以及中央液泡的增大，游离核被挤向胚囊壁边缘，沿胚囊壁分布，在该时期胚囊体积增长较快。花后6 d左右毛竹胚乳进入细胞化时期，在胚附近的游离核出现细胞质丝后形成细胞壁，其后胚囊壁边缘游离核逐渐形成细胞壁。随着细胞化进程的推移，形成细胞壁的胚乳细胞开始向心、向合点端分裂，在花后20 d左右整个胚囊中基本无游离核存在，细胞化期基本完成。并且观察发现在细胞化后期在部分胚乳细胞中发现小型淀粉粒，主要分布在细胞核附近（见图Ⅱ：B~H）。花后20 d左右毛竹胚乳进入细胞分化时期，约在花后30 d结束细胞分化期。在该时期靠近胚

囊壁附近的数层胚乳表层细胞分化形成糊粉层细胞，除糊粉层外的细胞则分化形成淀粉胚乳细胞。糊粉层胚乳细胞发育特点为其细胞形态明显小于淀粉胚乳细胞，其细胞核较大，细胞质较浓，与淀粉胚乳细胞相比淀粉较少。淀粉胚乳细胞发育特点为其分化时间较早，在细胞化末期便开始分化，细胞内部已开始积累淀粉粒，随着细胞分化期的推移淀粉粒逐渐增加充满整个细胞（见图 II：I~N）。花后30 d毛竹胚乳进入成熟阶段，直至种子成熟。在该阶段淀粉胚乳细胞开始程序性死亡，其细胞壁逐渐解体，细胞核逐渐消失。由于细胞壁的解体以及淀粉粒不断堆积，导致淀粉胚乳细胞中呈现淀粉叠加在一起的现象（见图 II：O~T）。而糊粉层细胞仍保持细胞完整，具有细胞核、细胞膜等基本结构，且与种皮紧密贴合，随着发育周期的推移，糊粉层细胞由数层减少至一层。在成熟期间，糊粉层细胞内部也在积累营养物质，观察发现该营养物质呈小颗粒状。在各时期切片中均有退化后的珠心细胞，随着毛竹种子不断地发育，退化后的珠心细胞也在不断消解，至花后60 d仅剩4~5层将要完全消解的珠心细胞。



A-B. 游离核时期（花后1~5 d）；**C-H.** 细胞化时期（花后6~20 d）；**I-N.** 细胞分化时期（花后21~30 d）；**O-T.** 成熟期（花后31~60 d）；**A-B.** Free nucleate stage（1~5 d after anthesis）；**C-H.** Cellularized Endosperm stage（6~20 d after anthesis）；**I-N.** Differentiation period of cel（21~30 d after anthesis）l；**O-T.** Mature period（31~60 d after anthesis）

Fr. 游离细胞核；**Ce.** 细胞化胚乳细胞；**Al.** 糊粉层胚乳细胞；**En.** 淀粉胚乳细胞；**S.** 淀粉粒；**Fr.** Free nucleus; **Ce.** Cellularized endosperm cells; **Al.** Aleurone endosperm cells; **En.** Starch endosperm cells; **S.** Starch granule.

图版 II　毛竹胚乳的发育过程

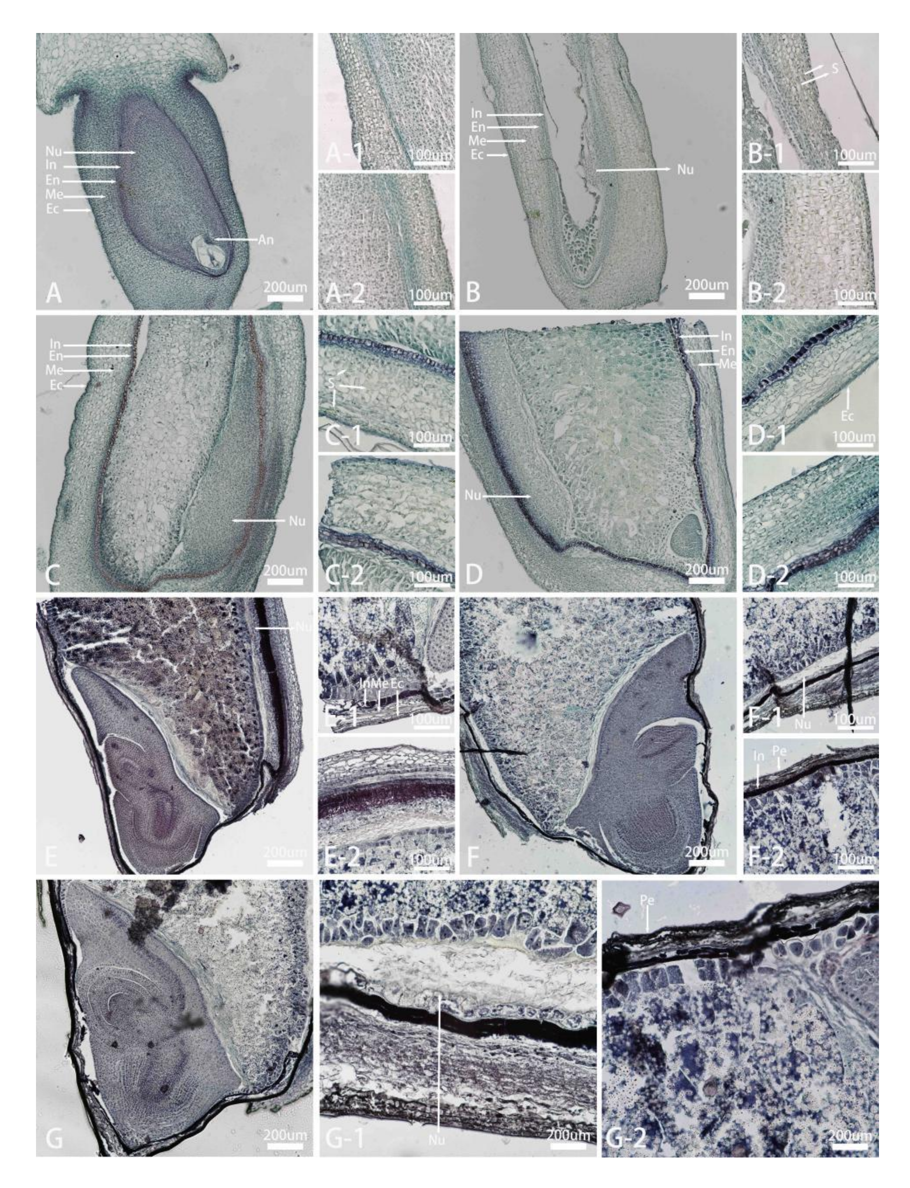
Plate Ⅱ　The endosperm development of *Phyllostachys edulis*

2.3 毛竹种子果皮与种皮发育

毛竹种子具有果皮和种皮，其中果皮由子房壁发育而来，种皮则由珠被发育而来。花后1 d（合子阶段），珠被细胞约有4~18层，其细胞较小，呈规整的四边形，细胞核明显。果皮细胞则分为内果皮、中果皮及外果皮三部分，其中内果皮与珠被细胞相连，约有3~5层，其细胞形态较小且呈长方形；中果皮为薄壁组织，细胞形态极不规整且远大于内果皮细胞、珠被细胞以及外果皮细胞，具有明显细胞核及较浓的细胞质；外果皮约有4~8层，细胞呈正方形，细胞核极为明显（图III：A，A-1，A-2）。

发育至花后10 d（多细胞原胚阶段），珠被细胞层数开始减少，由4~18层减少至4~10层，形态及大小则无变化；内果皮细胞层数由3~5层减少至2~4层，形态也存在减小的趋势；中果皮细胞增大呈不规则形状，部分中果皮细胞内部具有小颗淀粉粒围绕在细胞核周围，观察发现该时期中果皮细胞分裂活动旺盛，在部分细胞中能观测到双细胞核现象；外果皮由4~8层减少至2~6层，形状也由正方形转变为长方形，观察发现远离胚的一端外果皮层数越多，离胚越近外果皮层数则越少（图III：B，B-1，B-2）。发育至花后20 d（多细胞原胚阶段），珠被细胞层数进一步减少，由4~10层减少至2~4层，形状则呈长方形，细胞壁较厚并呈现黄色（未染色前）；内果皮层数则由2~4层减少至2~3层，细胞形态则呈现圆形；中果皮细胞增大，呈不规则形状，并具有更多的淀粉粒，靠近维管束附近的中果皮形态与其他部分中果皮具有显著性差异，维管束附近中果皮细胞形态更多呈长条形；外果皮层数由2~6层减少至2~4层（图III：C，C-1，C-2）。

发育至花后30 d（胚芽鞘阶段），珠被细胞大多仅剩2层，靠近维管束部分则具有4层；内果皮细胞仅剩1层，紧密贴合珠被细胞；中果皮细胞逐渐破裂，细胞膜、细胞壁等逐渐消解，靠近维管束部分中果皮细胞则被挤压变小，形态与珠被、内果皮细胞无异；外果皮细胞则称长方形，细胞相较于之前时期更为修长，并且仅有外层细胞具有细胞核（图III：D，D-1，D-2）。发育至花后40 d（成熟胚阶段），珠被细胞仅剩一层；内果皮细胞紧密贴合珠被细胞；靠近维管束中果皮细胞逐步消解，仅部分细胞具有细胞核，而远离维管束部分则无中果皮，仅剩外果皮、内果皮与种皮；外果皮细胞则呈长条形，进一步变长且具有细胞核（图III：E，E-1，E-2）。花后50~60 d，靠近维管束的内果皮、中果皮及外果皮内含物质基本消失，仅剩角质化细胞壁的残体（图III：F~G-2）。



A. 花后1 d皮层结构，A-1、A-2为皮层结构细节图，下同；**B.** 花后10 d皮层结构；**C.** 花后20 d皮层结构；**D.** 花后30 d皮层结构；**E.** 花后40 d皮层结构；**F.** 花后50 d皮层结构；**G.** 花后60 d皮层结构；**Nu.** 珠心组织；**In.** 珠被细胞；**En.** 内果皮细胞；**Me.** 中果皮细胞；**Ec.** 外果皮细胞；**S.** 淀粉粒；**Pe.** 果皮。

A. Cortical structure on the 1st day after anthesis，A-1 and A-2 are the details of cortical structure， the same below；**B.** Cortical structure on the 10 day after anthesis；**C.** Cortical structure on the 20 day after anthesis；**D.** Cortical structure on the 30 day after anthesis；**E.** Cortical structure on the 40 day after anthesis；**F.** Cortical structure on the 50 day after anthesis；**G.** Cortical structure on the 60 day after anthesis；**Nu.** Nucellar tissue; **In.** Integumental cell; **En.** Endocarp cells; **Me.** Mesocarp cells; **Ec.** Ectocarp cells; **S.** Starch granule; **Pe.** Pericarp.

图版III 毛竹种子皮层结构图

Plate III Structure of *Phyllostachys edulis* seed cortex

3 讨论与结论

3.1 胚的发育特征及营养供给

前人对毛竹生殖生物学已有部分研究，如学者乔士义等（1984）仅观测毛竹子房一室、胚珠一枚、花粉和胚囊的发育基本同步、以及受精过程，未对毛竹胚的发育有进一步认知；孙立方（2012）则对成熟毛竹种子进行解剖，简单描述毛竹成熟胚、果皮等结构。本文系统研究毛竹胚的发育过程，阐述毛竹胚在不

同发育阶段的形态演变，并且认为毛竹胚的发生与水稻（王敏，2011）、燕麦（董瑞峰，2008）、异叶苦竹（林树燕等，2011）等植物相似，属于禾本型，其成熟胚具有胚芽、胚根、胚轴、外胚叶等禾本科植物特征。与其他禾本科植物相比，毛竹胚的发育具有以下特点：（1）禾本科植物经过双受精作用形成合子后，合子会陷入短暂的休眠状态，毛竹休眠时长相对较长，约为4~5 d，与异叶苦竹相似。而小麦、燕麦休眠时长约为1~2 d，水稻休眠时长约为8~10 h。（2）禾本科植物由合子阶段到胚的形成需要一定的发育时间，毛竹由合子到胚的形成需要时间最长，需要40 d左右，而异叶苦竹所需时间较长约30 d，水稻、燕麦等需要14d左右。（3）毛竹胚的发育过程中出现球形原胚，与水稻、燕麦、华山新麦草（*Psathyrostachys huashanica*）、寒竹（*Chimonobambusa marmorea*）等禾本科植物发育过程较为相似。但异叶苦竹、金佛山方竹却与毛竹有所差异，在其发育过程中并未出现球形原胚。（4）毛竹虽与金佛山方竹、异叶苦竹等同属竹亚科植物，但在种胚形态上具有显著差异。金佛山方竹种胚呈不规则形状，盾片体积占比较大；异叶苦竹种胚呈细长的三角形，盾片体积占比较大。毛竹成熟种胚形态呈直角三角形或等腰三角形，与巨龙竹种胚相似，并且种胚中盾片体积较小。（5）在合子阶段能够观察到反足细胞迅速增殖，由合点端转移至胚囊边缘，在合子进行第一次有丝分裂前消失。根据观察反足细胞存在时间约为2~3d，略短于异叶苦竹。

前人研究认为反足细胞一般在受精前或受精后消失，在受精前后其主要功能是运输珠心细胞营养物质，提供胚囊发育所需营养，这与本研究结果相符合（李造哲等，2016；林树燕等，2011；王丽，赵桂仿，2002；杨小菊等，2000）。同时，本研究认为在受精之后，胚的营养供给不仅来源于反足细胞，还可能来源于胚囊壁、胚柄以及胚乳细胞。有学者指出大多数被子植物胚囊表面具有吸收机能，能够消化周边的珠心细胞及珠被细胞，吸收营养物质以供胚乳和胚的正常发育（金银根，2018）。本研究认为在胚乳和胚的发育过程中，珠心细胞逐渐消失，而胚乳细胞不断分裂分化逐渐充满珠心，消失的珠心细胞可能是被胚囊表面所消化，为胚乳和胚提供营养。观察发现，胚柄连接着珠心组织以及珠被细胞，由此可以推测胚的分裂分化所需营养物质可能由胚柄细胞进行运输、传递，并且在花后40d则未发现胚柄细胞，其原因可能是胚的分裂分化已基本形成，可通过胚乳细胞供给营养物质，因此胚柄细胞消失不见。其次，在不同发育阶段的胚的周边发现破碎的胚乳细胞以及仅剩细胞壁的胚乳细胞，并且随着种子的发育最终仅剩细胞壁的胚乳细胞被堆积在一起，由此可以推测胚能够通过表皮细胞吸收程序化死亡的胚乳细胞营养物质来维持自身的分裂分化活动；或者是仅剩细胞壁的胚乳细胞负责运输胚发育所需营养物质。

3.2 胚乳发育特征及营养供给

本研究发现：毛竹种子胚乳类型为核型胚乳，其发育早于胚的发育，这与前人研究结果一致(乔士义等，1984；林树燕等，2011；王敏，2011；董瑞峰，2008）。毛竹胚乳发育与异叶苦竹、小麦等禾本科植物相比，仅在发育周期方面有所差异，在胚乳细胞分裂分化的各阶段形态特征、营养物质积累等方面均表现一致。毛竹种子胚乳的发育经历游离核时期、细胞化时期、分化时期及成熟时期四个阶段，在不同阶段胚乳细胞呈不同特征。花后1~5 d为游离核时期，受精极核不断分裂形成胚乳细胞核并分布在胚囊壁附近，该阶段尚未产生细胞壁。花后6~20 d为细胞化时期，该时期游离细胞核形成细胞壁并不断分裂，进而充满整个胚囊，而珠心细胞则进一步消解。花后20~30d为细胞分化时期，该时期胚乳细胞分化形成淀粉胚乳细胞以及糊粉层细胞，并开始积累淀粉等营养物质。花后30~60d则为成熟时期，该阶段淀粉胚乳细胞逐步积累淀粉颗粒，并发生程序性死亡，在该过程中细胞壁、细胞核等逐步消解，淀粉胚乳细胞死亡进程由内向外逐步扩展。虽然淀粉胚乳细胞结构基本消失，但是淀粉体及蛋白质等物质的积累尚未停止，这与王忠等（2012）研究结果较为一致。在成熟过程中，糊粉层细胞也在积累颗粒状营养物质，有学者（王忠等，2012）研究认为糊粉层细胞内部的颗粒状营养物质是非淀粉胚乳细胞需要的物质，如一些矿质元素经糊粉层细胞代谢形成的植酸钙镁颗粒与蛋白质等物质结合形成复杂的糊粉粒、脂肪酸和磷酸甘油合成的脂类圆球体。在整个发育过程中，糊粉层细胞始终具备完整的细胞结构，其原因可能是糊粉层细胞在种子萌发过程中起到合成淀粉酶、蛋白酶等水解内胚乳贮藏物关键酶的作用，可认为糊粉层细胞为种子萌发过程中养分供给起到重要的协同作用（王忠等，2012；王忠等，1995；张文虎等，2012）。

本研究认为胚乳细胞发育过程中营养供给可能由反足细胞、胚囊壁、维管束、退化后的珠心细胞以及糊粉层细胞进行转运，并且在各时期中主要转运对象各有不同。花后1~3d主要承担转运功能的是反足细胞和胚囊壁，而反足细胞消失后则是胚囊壁，胚囊壁通过消化珠心细胞，吸收营养物质提供胚乳发育。王忠等（1995）、陈义芳（2009）、李小刚（2013）研究认为由于胚、胚乳的发育方式导致其与子房之间无胞间连丝及维管束的联系，由维管束运输来的营养物质须经过质外体途径才能输送至胚和胚乳，水稻等植物则是由糊粉层细胞及退化后的珠心细胞充当质外体。花后20d毛竹胚乳细胞进入细胞分化时期，胚乳细胞分化形成糊粉层细胞，糊粉层细胞与退化后的珠心细胞共同形成质外体，由质外体连接维管束，接受并运输来自维管束的营养物质。

3.3 果皮与种皮发育特征

在种子发育过程中皮层主要功能作用是运输、合成营养物质及保护胚和胚乳的发育（金银根，2018）。毛竹种子具有种皮和果皮，种皮由珠被细胞发育而来，果皮由子房壁发育而来。珠被细胞在发育过程中层数呈递减趋势，由4~18层减少至1层，其细胞形态由规整的正方形转变成长方形，细胞壁逐渐增厚，内含物逐步消失，仅剩细胞壁。果皮分为内果皮、中果皮及外果皮三部分，内果皮连接珠被细胞，随着种子发育最终与珠被细胞紧密结合形成种皮；中果皮为薄壁组织，内含叶绿体，可进行光合作用并合成营养物质，是导致毛竹种子在发育过程中呈绿色的原因；外果皮则是主要的保护结构，其细胞壁较厚，能承受胚乳体积增大带来的机械压力（顾蕴洁等，2002；刘大同等，2017；王利凯，2008）。在毛竹种子发育过程中，内果皮细胞层数由3~5层减少至1层，形态由长方形逐步转变成圆形，在花后30 d与珠被细胞紧密结合。中果皮细胞层数较多，形态极不规整并远大于内果皮细胞、珠被细胞以及外果皮细胞，在花后1~20 d中果皮细胞逐渐变大、逐渐增多，细胞开始合成淀粉粒等营养物质以供给皮层、胚乳和胚的发育。花后20 d胚乳细胞充满整个胚囊，进入营养物质积累阶段，随着胚乳细胞营养物质的积累及体积的增大，向外产生机械压力挤压果皮，而中果皮作为薄壁组织无较厚的细胞壁等组织，因此中果皮细胞承受机械压力较大，开始解体。随着种子的不断发育，中果皮解体速度加快，至花后40 d远离维管束组织的中果皮基本解体完毕，靠近维管束组织的中果皮细胞仍然存在。直至花后50~60 d毛竹种子成熟，中果皮细胞内含物基本消失，仅剩角质化细胞壁的残体，与外果皮一同形成保护结构。在毛竹种子发育过程中外果皮细胞层数由4~8层逐渐减少为1层，细胞形态由正方形逐步转变为长条形，细胞壁逐步增厚，细胞内含物逐渐消解。在花后50~60 d外果皮与仅剩角质化细胞壁残体的中果皮结合，最终形成保护结构。毛竹种子果皮、种皮发育与小麦、水稻、异叶苦竹、寒竹等植物较为一致，均表现为随着种子的成熟以及胚乳体积的增大中果皮细胞逐渐失去活力，与外果皮细胞、种皮细胞等共同形成保护结构。但毛竹种子果皮的发育与金佛山方竹有所区别，金佛山方竹果实隶属于浆果，其果皮细胞并未随着种子的成熟而消解。

参考文献：

CHEN J, 2006. Development of Rice Caryopsis and changes in its physiological activity during development[D]. Yangzhou: Yangzhou University：27-48. [陈娟，2006．水稻颖果的发育及其发育过程中生理活性的变化[D]．扬州：扬州大学: 27-48.]

CHEN YF, GU YJ, WANG Z, et al., 2009. Difference in Caryopsis development among four Rice varieties differing in grain weight[J]. Chin J Rice Sci, 23(4): 405-413. [陈义芳，顾蕴洁，王忠，等，2009．四个不同粒重水稻品种颖果发育的比较[J]．中国水稻科学，23(4)：405-413.]

CHEN SL, LI DZ, ZHU ZG, et al., 2006. Flora of China, Poaceae. [M]. Beijing: Science Press & Missouri Botanical Garden Press, 172.

DONG RF, 2008. Study on development of caryopsis and accumulation storage substance in Oat[D]. Huhehaote: Inner Mongolia Agricultural University：13-17. [董瑞峰，2008．燕麦颖果发育及贮藏物质积累的研究[D]．呼和浩特：内蒙古农业大学: 13-17.]

FU L, ZHAO FR, ZHENG XL, et al., 2021. Morphological and microscopic identification of 5 species seeds in *Ardisia* (Myrsinaceae)[J]. Chin Agric Sci Bull, 37(2): 28-33. [符丽，赵福瑞，郑希龙，等，2021．5 种紫

金牛属植物种子形态及显微鉴别研究[J]．中国农学通报，37(2)：28-33.]
GU YJ, WANG Z, CHEN J, et al., 2022. The structure and function of pericarp in rice[J]. Acta Agric Sin, 28(4): 439-444. [顾蕴洁，王忠，陈娟，等，2002. 水稻果皮的结构与功能[J]. 作物学报，28(4)：439-444.]
HAO D, 2021. Effects of low temperature at spring on the development of wheat caryopsis[D]. Yangzhou: Yangzhou University: 10-25. [郝朵，2021．春季低温对小麦颖果发育的影响[D]．扬州：扬州大学：10-25.]
HUANG XH, 2008. Studies on the reproduction of *Dendroncalamus sinicus*[D]. Kunming: Southwest Forestry University, 30-34. [黄新红，2008．巨龙竹生殖生物学研究[D]．昆明：西南林学院：30-34.]
JIN YG, 2018. Botany[M]. Beijing: Science Press: 250-257. [金银根，2018．植物学[M]．北京：科学出版社：250-257.]
JIN YP, 2014. The caryopsis growth and the endosperm cell development in wheat and maize[D]. Yangzhou: Yangzhou university: 11-25. [荆彦平，2014．小麦和玉米颖果的生长及胚乳细胞的发育[D]．扬州：扬州大学：11-25.]
LI DL, 2014. Research on caryopsis growth and endosperm cell development of sorghum, rice, and maize[D]. Yangzhou: Yangzhou university: 44-75. [李栋梁，2014．关于高粱、水稻、玉米颖果生长和胚乳细胞发育的研究[D]．扬州：扬州大学：44-75.]
LI LH, 2015. Study on *Phyllostachys edulis* community structure and harvesting management measures in Tianmu Mountain National Nature Reserve[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University: 26-47. [李领寰，2015．天目山自然保护区毛竹群落结构特征和采伐管理措施研究[D]．杭州：浙江农林大学：26-47.]
LI ZZ, XIE F, MA QZ, et al., 2016. Development of embryo and endosperm of *Elymus dahuricus*[J]. Chin J Grassland, 38(6): 98-101. [李造哲，谢菲，马青枝，等，2016．披碱草胚和胚乳的发育[J]．中国草地学报，38(6)：98-101.]
LI Z, YUAN T T, ZHU C L, et al., 2021. Molecular characteristics and patterns of gene expression of ammonium transporter in moso bamboo[J]. Sci Silvae Sin, 57(7): 70-79. [李真，袁婷婷，朱成磊，等，2021．毛竹铵态氮转运蛋白的分子特征及基因表达模式[J]．林业科学，57(7)：70-79.]
LIANG M H, MAI K L, LAN J H, et al., 2022. Phenotypic traits and quality classification of *Phyllostachys edulis* seeds[J]. Guangxi Forestry SCI, 51(02): 229-235. [梁梅华，买凯乐，兰健花等，2022.毛竹种子表型性状与质量分级研究[J].广西林业科学，2022，51(02)：229-235. DOI:10.19692/j.issn.1006-1126.202202010.]
LIN SY, LIU GH, DING YL, et al., 2011. Accumulation dynamics of starch grains and the development of embryo and endosperm in *Arundinaria simonii* f． heterophyllus[J]. SCI Silvae Sin, 47(09):33-35. [林树燕，刘国华，丁雨龙，等，2011．异叶苦竹胚和胚乳的发育及淀粉粒动态[J]．林业科学，47(09)：33-35.]
LIU DT, CHEN M, WEI J, et al., 2017. Cell morphological studies on the pericarp degeneration in the mature process of wheat caryopsis[J]. Seed, 36(12): 5-9. [刘大同，陈明，江伟，等，2017．小麦种子成熟过程中果皮衰亡的细胞形态学研究[J]．种子，36(12)：5-9.]
LUO FC, DUAN XH, HAN B, et al., 2016. Seed development and quality change of *Setaria sphacelata* cv. Narok[J]. Grassland Turf, 36(5): 64-68. [罗富成，段新慧，韩博，等，2016．纳罗克非洲狗尾草种子的发育过程及其质量变化[J]．草原与草坪，36(5)：64-68.]
LI XG, 2013.Investigation of endosperm cell development for four rice varieties[D].Yangzhou: Yangzhou University, 25-37. [李小刚，2013．四个水稻品种胚乳细胞发育的研究[D]．扬州：扬州大学，25-37.]
MENG QY, 2020. Studies on seed morphological structure and germination characteristics of three Elytrigia species[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University: 21-22. [孟庆沂，2020．三种偃麦草属植物种子形态结构及萌发特性的研究[D]．沈阳：沈阳农业大学：21-22.]
QIAO SY, LIAO GL, 1984. Study on embryology of moso bamboo[J]. Bamb Stud, 1(3):15-23. [乔士义，廖光庐，1984．毛竹的胚胎学观察[J]．竹类研究，1(3)：15-23.]
SHAO S S, LI F L, CHEN X Y, et al., 2018. Anatomical and histochemical studies on th development of caryopsis

in waxy and non-waxy barley[J]. Avta Bot Bor Sin, 38(7): 1270-1278. [邵珊珊，李发丽，陈昕钰，等，2018. 糯大麦与非糯大麦颖果发育过程的解剖学与组织化学研究[J]. 西北植物学报，38(7)：1270-1278.]

SU WH, CENG X L, FAN SH, et al., 2019. Effects of strip clear-cutting on the allocation of non-structural carbohydrates and above ground biomass of *Phyllostachys edulis*[J]. Chin J Ecol, 38(10): 2934-2940. [苏文会，曾宪礼，范少辉，等，2019．带状采伐对毛竹非结构性碳与生物量分配的影响[J]．生态学杂志，38(10)：2934-2940.]

SUN LF, 2012. The Reproductive biological and seed yield increasing technique studies of *Phyllostachys edulis*[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 21-22. [孙立方，2012．毛竹生殖生物学和种实产量提高技术研究[D]．北京：中国林业科学研究院：21-22.]

WANG L, ZHAO GF, 2002. Studies on the development of embryo and endosperm in *Psathyrostachys huashanica*[J]. Acta Botanica Boreal-Occident Sin, (4):62-66. [王丽，赵桂仿，2002．华山新麦草胚和胚乳的发育研究[J]．西北植物学报，(4)：62-66.]

WANG LK, 2008. Study on programmed cell death of sieveelements and pericarp cells in developing caryopsis of *Triticum aestivum* L. [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University: 40-45. [王利凯，2008．小麦颖果筛分子和果皮发育中的细胞编程性死亡研究[D]．武汉：华中农业大学：40-45.]

WANG M, 2011. Caryopsis Development of Rice[D]. Yangzhou: Yangzhou university: 21-29. [王敏，2011．关于水稻颖果发育的研究[D]．扬州：扬州大学：21-29.]

WANG SM, FAN SH, XIAO X, et al., 2021. Effects of strip cutting on aboveground biomass accumulation and allocation, and allometric growth of *Phyllostachys edulis*[J]. J Nanjing For Univ（Nat Sci Ed）, 45(5): 19-24. [王树梅，范少辉，肖箫，等，2021．带状采伐对毛竹地上生物量分配及异速生长的影响[J]．南京林业大学学报(自然科学版)，45(5)：19-24.]

WANG XY, ZHANG XH, PANG CM, 2022. Structure dynamics of communities after cutting *Phyllostachys edulis* along altitude in Mount Tianmu, China.[J]. Chin J App Ecol, 33(11): 2889-2896. [王秀云，张晓红，庞春梅，2022．天目山不同海拔毛竹伐除区群落结构变化[J]．应用生态学报，33(11)：2889-2896.]

WANG Z , GU YJ, ZHENG YK, et al., 2012. Structure observation of rice endosperm cell development and its mineral element analysis[J]. Chin J Rice Sci, 26(6): 693-705. [王忠，顾蕴洁，郑彦坤，等，2012．水稻胚乳细胞发育的结构观察及其矿质元素分析[J]．中国水稻科学，26(6)：693-705.]

WANG Z, LI WF, GU YJ, et al., 1995. Development of rice endosperm and the pathwayof nutrients entering the endosperm. [J]. Acta Agr Sin, (5): 520-527. [王忠，李卫芳，顾蕴洁，等，1995．水稻胚乳的发育及其养分输入的途径[J]．作物学报，(5)：520-527.]

WU HY, LIN SY, DING YL, et al., 2022. Study on fruit development characteristics and dynamic changes of starch granules in fruit of *Chimonobambusa utilis*[J/OL]. J Nanjing For Univ（Nat Sci Ed）: 1-11. [伍虹雨，林树燕，丁雨龙，等，2022．金佛山方竹果实发育特征及淀粉粒动态变化[J/OL]．南京林业大学学报(自然科学版)：1-11. DOI ：http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1161.S.20221108.0905.002.html.]

XU ZG, LIANG MH, LIU FS, et al., 2020. Study on yield and phenotypic traits of Phyllostachys edulis seeds in North Guilin[J]. Guangxi Forestry Sci, 49(04): 531-536. [徐振国，梁梅华，刘凡胜等，2020．桂林北部地区毛竹种子产量及表型性状研究[J]．广西林业科学，49(04)：531-536. DOI:10.19692/j.cnki.gfs.2020.04.009.]

YANG X J, ZHANG YD, LI HP, 2000. Observation on the development of embryo and endosperm in *Eulaliopsis binata*(Retz.)C. E. Hubb[J]. J Huazhong Agric Univ, (2): 176-178. [杨小菊，张友德，李和平，2000．龙须草胚和胚乳发育过程的观察[J]．华中农业大学学报，(2)：176-178.]

YUAN TT, ZHU CL, YANG KB, et al., 2021. Identification of nitrate transporter gene family PeNPFs and their expression analysis in *Phyllostachys edulis*[J]. For Res, 34(3): 1-12. [袁婷婷，朱成磊，杨克彬，等，2021．毛竹硝态氮转运蛋白家族 PeNPFs 基因鉴定及其表达特性分析[J]．林业科学研究，34(3)：1-12.]

ZHANG WH, WANG Z, GU YJ, et al., 2012. Research on the development of wheat aleurone layer[J]. Guangdong Agr SCI, 39(13): 12-15. [张文虎，王忠，顾蕴洁，等，2012．小麦糊粉层发育研究[J]．广东农业科学，39(13)：12-15.]

ZHAO J, 2013. Rice seed development related mutants and ricecytology study of reproductive development[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University: 35-38. [赵佳，2013．水稻种子发育相关突变体和生殖发育进程的细胞学研究[D]．武汉：华中农业大学：35-38.]